Russian Entomol. J. 14(1): 29–40

Роль водной среды в становлении отряда Двукрылых (Insecta: Diptera)

The role of water medium in the formation of the order Diptera (Insecta)

М.Г. Кривошеина
M.G. Krivosheina

Институт проблем экологии и эволюции РАН, Ленинский проспект 33, 119071 Москва, Россия e-mail: marina@zmmu.msu.ru
Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky Prospect 33, 119071 Moscow, Russia

KEY WORDS: Diptera, larvae, life-history, water medium

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: Diptera, личинки, образ жизни, водная среда

РЕЗЮМЕ. Обобщены оригинальные и литературные данные по местам выплода гидробионтных и гидрофильных личинок двукрылых (Insecta, Diptera). Показано, что на высших этапах эволюции отряда значение водной среды уменьшалось, однако большинство личинок для развития предпочитают влажные субстраты. Многократность вторичного возврата личинок двукрылых в водную среду на разных этапах эволюции подтверждается наличием сходных морфологических и экологических адаптаций у представителей разных подотрядов. Наивысшего расцвета достигли семейства, характеризующиеся широким диапазоном экологических связей личинок как с водными, так и с наземными субстратами.

ABSTRACT. The original and literature data on the places of breeding of hydrobiont and hydrophilous larvae of Diptera (Insecta) are summarized. It is demonstrated that the role of water media decreases at the higher stages of order's evolution, however the majority of terrestrial Diptera larvae breed in moist substrata. Repeated secondary settling of water media by dipterous larvae at different stages of evolution is proved by common morphological and ecological adaptations in the representatives of different suborders. The greatest success is known for families, characterized by wide range of ecological relationships with water as well as with terrestrial substrata.

Введение

Двукрылые являются наиболее представленным в водной среде отрядом, составляя более половины всех встречающихся в этих условиях видов насекомых [Нарчук, Туманов, 1999]. Их личинки известны из всех типов водоёмов практически всех природных зон. Они населяют проточные и стоячие водоёмы, слабо и сильно минерализованные, в том числе морские, щелочные и кислые, холодные и термальные с температурой до 60°С, чистые и сильно загрязнённые. Благодаря своим мелким размерам личинки двукрылых освоили не только постоянные водоёмы — реки, ручьи, озёра, пруды, болота, они широко представлены также и в различных микроводоёмах — мелких лужах, заполненных водой дуплах и пазухах листьев, углублениях на камнях. Личинки многих видов успешно развиваются в бочках с водой, поилках для скота, вазах с цветами и разнообразных контейнерах с водой. В прибрежной зоне водоёмов личинок двукрылых можно обнаружить во влажной почве, моховых подушках, на поверхности камней и среди корней водных растений. В связи с тем, что в наше время наблюдаются случаи массового размножения двукрылых в загрязнённых водоёмах, назрела необходимость обобщения всех имеющихся данных по биологии водных личинок для того, чтобы иметь возможность объяснить причины этого явления в каждом конкретном случае.

Связи личинок двукрылых с водной средой

Изучение образа жизни современных двукрылых показывает, что в целом они тяготеют к гигрофильным средам или являются гидробионтами на личиночной стадии. Непосредственно в прибрежной зоне водоёмов обитают представители почти половины семейств длинноусых и прямошовных короткоусых двукрылых (Рис. 1).

Если связь имаго с водной средой неоднозначна в силу подвижности взрослых мух, которые могут прилетать к водоёму на короткое время, а фактически большую часть жизни проводить и питаться на другой территории, то связь с водной средой личинок, например, развивающихся в прибрежной зоне водоёмов, более прочная и постоянная. В силу своих размеров и ограниченности возможности перемещений, преимагинальные стадии двукрылых, как правило, проходят развитие на одном субстрате. Миграции личинок гидробионтных двукрылых в

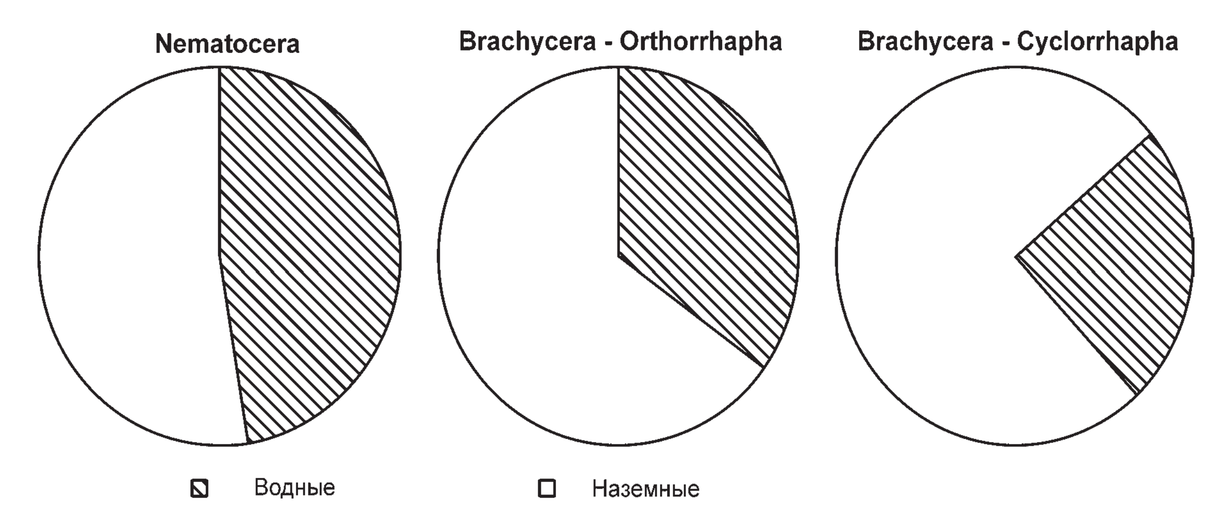


Рис. 1. Доля семейств, имеющих гидробионтных личинок, в разных подотрядах Diptera (в %)
Fig. 1. The number of families with hydrobiont larvae in different Diptera suborders (in %)

более сухие субстраты имеют место только перед окукливанием и известны не для всех групп.

Принято считать, что исходным образом жизни личинок двукрылых был амфибиотический [Родендорф, 1964]. Этим можно объяснить и факт приуроченности большинства групп низших двукрылых к разнообразным экологическим нишам в прибрежной зоне водоёмов, где личинки заселяли как илистые отложения, так и скопления водорослей и различных растительных остатков. В таких средах происходило становление семейств Chironomidae, Psychodidae, Ptychopteridae, Limoniidae, Cylindrotomidae, Thaumaleidae, Tipulidae, Stratiomyiidae, Tabanidae, Dolichopodidae. Отдельные группы этих семейств перешли к жизни в придонном слое на глубине до нескольких метров (Chironomidae), а некоторые (*Prionocera* из Tipulidae) приспособились к обитанию в толще воды. Специализация к обитанию в водной среде привела к формированию истинных гидробионтов среди двукрылых — в основном это представители семейств Culicidae, Simuliidae, Blephariceridae, Deuterophlebiidae, Nymphomyiidae, Tanyderidae, Athericidae, часть Ceratopogonidae, Limoniidae, Tipulidae и отдельных родов короткоусых круглошовных двукрылых, например, *Limnophora* из Muscidae. Такирм образом, удельный вес водных форм среди длинноусых и низших короткоусых намного больше, чем среди высших короткоусых двукрылых (Рис. 1). В подотряде длинноусых двукрылых (Nematocera) наблюдается наибольшее количество групп, тесно связанных в своем развитии с водной средой. Из 38 семейств этого подотряда, распространённых в Палеарктике, 12 имеют личинок, развивающихся только в водоёмах, а 6 семейств — как водных, так и наземных личинок (Рис. 2). Представители 20 семейств характеризуются тем, что по современным данным, их личинки никогда не встречаются в водной среде.

Наибольший интерес представляет группа семейств, приуроченных только к водоёмам с проточной чистой водой и практически не встречающихся в антропогенных водоёмах.

Семейство Nymphomyiidae представлено в Палеарктике 1 родом с 6 видами, 2 из которых — *Nymphomyia levanidovae* и *N. rohdendorfi* распространены на Дальнем Востоке России. Личинки этих двукрылых населяют истоки рек [Courtney & Jedlicka, 1997]. Обязательным условием их успешного развития является постоянство температуры среды обитания — не более 15°С. Личинки предпочитают участки с твёрдым или каменистым дном и скоростью течения 0.5–1.0 м/сек. Они встречаются на камнях, покрытых мхом, удерживаясь на поверхности субстрата при помощи парных ложных ножек 1–7 и 9 брюшных сегментов. Питаются детритом и микроскопическими водорослями. Все личинки этого семейства — водные (Рис. 2; табл. 1).

Из двукрылых семейства Deuterophlebiidae в Палеарктике распространён 1 род *Deuterophlebia*, 8 видов которого известны из Восточной Сибири и Дальнего Востока России. Личинки встречаются в холодных ручьях, горных и равнинных реках на участках с течением 0.2–4 м/сек. Они предпочитают прохладную воду; температура 20°С является для них критической. Личинки живут в стремнинах, прикрепляясь к камням на глубине до 1м при помощи крючьев, расположенных на концах 7 пар латеральных выростов. Все личинки водные [Jedlicka & Courtney, 1997].

В сходных условиях обитают личинки Blephariceridae, охватывающие 12 родов и 109 палеарктических видов; с территории России известно около 10 видов. Личинки живут в водопадах и реках с быстрым течением [Courtney, 2000]. Они прикрепляются к камням, в том числе к вертикальной поверхности, при помощи 6 непарных брюшных присасывательных дисков и латеральных ложных ножек. Питаются, соскребая с камней альгобактериальную плёнку.

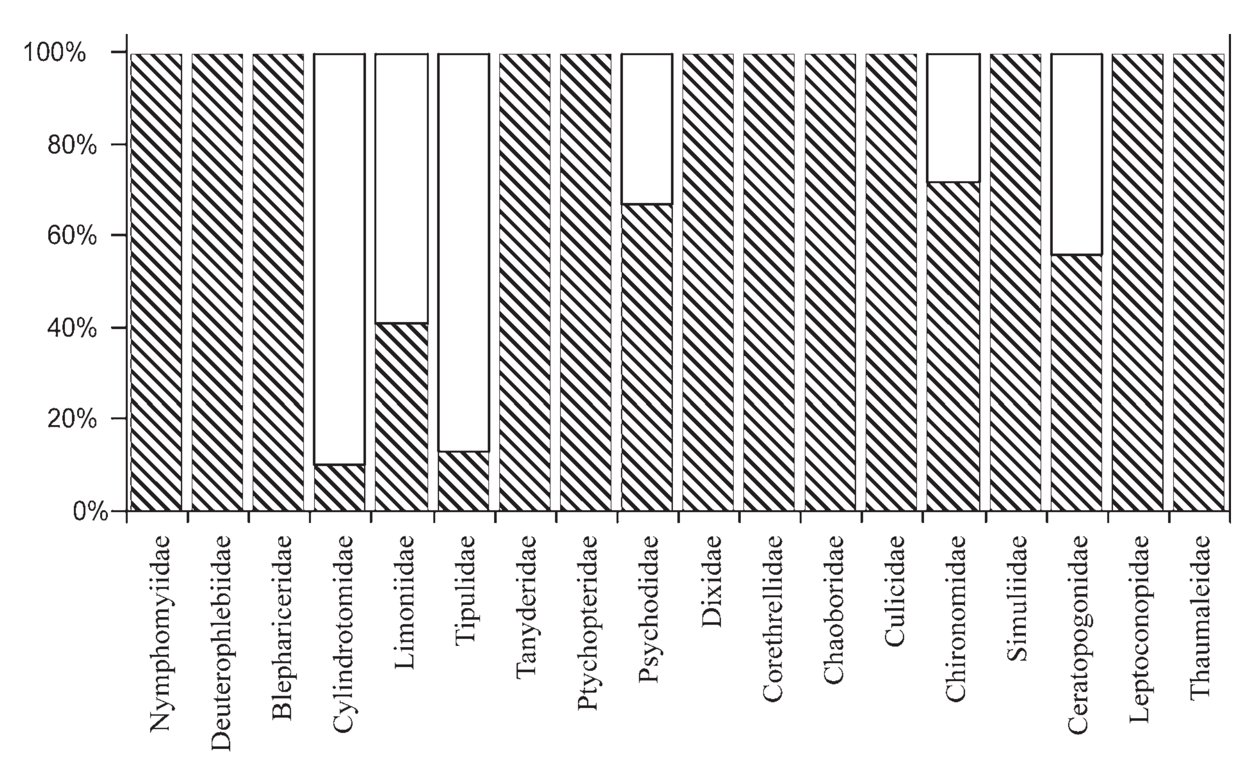


Рис. 2. Доля гидробионтных личинок в семействах двукрылых подотряда Nematocera (в %)
Fig. 2. The number of hydrobiont larvae in different Nematocera families (in %)

Представители семейства Tanyderidae, из которых в Палеарктике распространён только 1 род *Protanyderus* с 9 видами, включает 3 вида — *P. esakii*, *P. stackelbergi* и *P. yankovskyi*, известные с территории Восточной Сибири и Дальнего Востока. Личинки танидерид свободноживущие, обитают среди песка и гравия в водоёмах с проточной водой [Alexander, 1981]. Личинок можно распознать по строению 9-го сегмента тела, несущего на двух последних сегментах длинные парные нитевидные выросты и 2 ложные ножки, вооружённые крючьями.

В таких же водоёмах развиваются личинки мошек Simuliidae, предпочитая участки с быстрым течением. Мошки являются одним из самых изученных семейств двукрылых, что связано с их медицинским значением как кровососов человека и домашних животных. В России распространено около 400 видов из 35 родов. Личинки мошек — только водные, ведут прикреплённый образ жизни, хотя и могут медленно передвигаться по субстрату или висеть на нити в потоке, используя крючья передней ноги и заднего конца тела, анальный склерит и секрет слюнных желёз [Рубцов, 1956; Янковский, 2002]. Мошки питаются частичками детрита, фрагментами мха, микроскопическими водорослями и бактериями, улавливая их в потоке веерами премандибул.

На границе водной и воздушной сред обитают личинки Dixidae. В России зарегистрировано около 10 видов рода *Dixa* и 6 видов рода *Dixella*. Представители семейства живут как в мелких ручьях и родниках (*Dixa*), так и в стоячих водоёмах — прудах, озёрах, болотах и лужах (*Dixella*) [Мончадский, 1936; Wagner, 1997; Пржиборо, 1999]. Питаются детритом, отфильтровывая частички с поверхности воды.

Личинки Thaumaleidae также живут на границе водной и воздушной сред. Они приурочены к горным рекам Европы и Кавказа. Из 90 видов 3 палеарктических родов в России достоверно зарегистрирован только *Thaumalea testacea*. Личинки хирономидного типа с непарными передней и задней ложными ножками, вооружёнными крепкими загнутыми крючьями, с помощью которых они удерживаются на влажной каменистой поверхности. Они выбирают участки, где вода течёт тончайшим слоем, и располагаются так, что дорсальная сторона тела, покрытая склеротизованными пластинками, находится над водой [Stone & Peterson, 1981]. Питаются альгобактериальной плёнкой.

Из группы истинных гидробионтов личинки следующих 4 семейств связаны в основном со стоячими водоёмами. Это: Chaoboridae, Corethrellidae, Culicidae и Ptychopteridae.

В Палеарктике зарегистрировано 10 видов хищных хаоборид из 3 родов: *Chaoborus*, *Mochlonyx* и *Cryophila*. Считается, что в России распространено не менее 6 видов этих родов. Одной из характерных особенностей планктонных личинок хаоборид является наличие гидростатического аппарата — воздушных мешков, представляющих собой расширения трахейных стволов, расположенные в грудном отделе и брюшных сегментах [Мончадский, 1936; Пржиборо, 1999], которые обеспечивают как вертикальные миграции в толще воды, так и запас воздуха в организме. Личинки переносят аноксию до 1 месяца.

Таблица 1. Места обитания гидрофильных личинок Nematocera
Table 1. Habitats of hydrophilous larvae of Nematocera

Семейства	Места обитания															
	пограничные среды				пресноводные водоёмы							солоноводные водоёмы				источники
					стоячие: озёра, пруды, заводи ручьев и рек, старицы					проточ-ные		морские		континен-тальные		
	переувлажнённая почва (пустоты заполнены водой)	сок, вытекающий из деревьев	гниющие фрукты, ово-щи, грибы, древесина	дупла деревьев	грунт литоральной зоны	грунт профундальной зоны	поверхностный слой воды	толща полупогружённых водорослей и частей растений	временные лужи, канавы и пр.	ключи, родники, реки, ручьи в зоне течения	гигропетрическая зона	постоянно влажные субстраты супралиторальной зоны	грунт литоральной зоны или в водорослях под водой	постоянные солоноватые и солёные озёра	временные лужи и зона фильтрации	минеральные, горячие, серные
Anisopodidae		+	+	+												
Axymyiidae			+													
Blephariceridae										+	+					
Ceratopogonidae	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	СМГ
Chaoboridae					+		+									
Chironomidae	+		+	+	+	+			+	+	+	+	+		+	МГ
Corethrellidae							+		+							
Culicidae				+	+		+	+	+					+	+	МГ
Cylindrotomidae					+			+	+		+					
Deuterophlebiidae										+						
Dixidae							+		+	+	+					
Leptoconopidae					+								+			
Limoniidae	+	+	+		+			+	+	+	+	+	+		+	
Mycetobiidae		+														
Nymphomyiidae										+						
Psychodidae		+	+	+						+	+	+				М
Ptychopteridae	+				+											
Simuliidae										+						
Tanyderidae										+						
Thaumaleidae										+	+					
Tipulidae	+	+		+	+				+	+	+					
Trichoceridae		+	+													

Обозначения типов источников: М — минеральные, Г — горячие, С — серные.

Коретреллиды представлены в Палеарктике 1 родом *Corethrella* с 5 видами, известными из Японии и Саудовской Аравии. Личинки также являются хищниками и держатся вблизи поверхности [Saether, 1997].

Кровососущие комары Culicidae насчитывают 150 палеарктических видов, около 100 известно из России. Самыми представительными являются роды *Anopheles*, *Aedes*, *Culiseta*. Личинки предпочитают стоячие постоянные водоёмы, но могут развиваться в дуплах деревьев, контейнерах с водой, мелких временных лужах и канавах. Питаются органическими частичками, отфильтровывая их с поверхности воды или соскребая с погруженных в воду предметов [Мончадский, 1936, 1951].

Последнее семейство, личинки которого известны только из водоёмов — Ptychopteridae. В Палеарктике встречается около 25 видов — представителей 2 родов. В России распространено около 15 видов рода *Ptychoptera*. Личинки — водные сапрофаги, живут в илу под тонким слоем воды в заводях рек, озёр, в прудах, на болотах под кочками. Дышат при помощи длинной дыхательной трубки, выставив её над поверхностью воды [Rozkošný, 1997].

Среди длинноусых есть также 7 семейств, в которых только часть личинок связаны с водной средой; остальные личинки в этих семействах являются наземными.

Так, из более чем 25 видов Cylindrotomidae, зарегистрированных в Палеарктике, личинки только двух видов — *Phalacrocera replicata* и *Triogma trisulcata* — относятся к гидробионтным. Самки *P. replicata* откладывают яйца на погружённые в воду веточки мха, среди которых в толще воды развиваются личинки, питаясь последними. Личинки *T. trisulcata* развиваются на водных растениях в болотах и родниках. Личинки *Cylindrotoma* и *Diogma* не связаны непосредственно с водной средой, хотя и обитают во влажных биотопах: среди травянистой растительности на почве и в моховых подушках на пнях и упавших стволах деревьев.

Личинки семейств Limoniidae и Tipulidae, насчитывающие в фауне России соответственно 500 и 400 видов, имеют сходное строение тела, но связи лимониид с водной средой более обширные (41% от всех видов), чем у типулид (13.2%). Личинки большинства видов лимониид развиваются в заболоченной или илистой почве в водоёмах, часто под моховыми дернинами (*Dicranota*, *Paradelphomyia, Phylidorea* и др.). Личинки *Dactylolabis* приурочены к водорослевым обрастаниям скал и гидросооружений. Личинки *Elliptera* развиваются под слоем водорослей и мха на постоянно смачиваемых водой каменистых склонах. В проточной воде в ручьях и реках развиваются личинки *Hexatoma*, *Pedicia rivosa*, *Antocha*. К морским водоёмам приурочены лимонииды рода *Geranomyia* и некоторые виды *Dicranomyia*. В то же время, среди лимониид широко распространены типичные обитатели наземных субстратов: влажной подстилки, илистых наносов по берегам водоёмов (*Elliptera, Dicranomyia, Dicranota* и другие). Представители 9 родов развиваются в древесине лиственных пород (*Epiphragma, Libnotes, Elephantomyia, Limonia* и др.). Виды 4 родов связаны в своём развитии с агариковыми и трутовыми грибами (*Ula, Metalimnobia* и др.). Для представителей лимониид характерны разнообразные экологические связи в пределах не только семейства, но даже одного рода. Например, виды *Dicranomyia* развиваются в трутовых грибах, засолённой болотистой почве и среди растительности в засолёных водоёмах, в том числе морских [Савченко, 1985, 1986; Ланцов, 1999]. Среди водных личинок лимониид преобладают хищники, а среди наземных — сапро-, ксило- и мицетофаги.

Из типулид к типично водным можно отнести личинок рода *Prionocera*, живущих в ручьях, рода *Dolichopeza*, развивающихся в моховых подушках по берегам рек и ручьёв, и личинок *Arctotipula*, обитающих на дне среди камней. Представителей остальных 16 родов скорее можно отнести к наземным — педо- и ксилобионтам. Правда, некоторых обитателей заболоченных заиленных почв у берегов водоёмов многие авторы относят к полуводным. У некоторых водных личинок наблюдаются элементы хищничества, а в основном преобладают сапрофитофаги [Савченко, 1961, 1964].

Chironomidae являются одним из самых богатых видами семейств Палеарктики (1300 видов, 200 родов). В России распространено не менее 600 видов. Личинки большинства подсемейств, кроме Orthocladiinae, являются типично водными формами. Хотя самыми известными личинками хирономид являются водные, реально гидробионты составляют только 72% от объёма семейства. Личинки освоили самые разные типы водоёмов — реки, ручьи, высокогорные родники, озёра, пруды, лужи, микроводоёмы дупел и пазух листьев, литоральную зону и профундаль морей. В профундали были зарегистрированы виды родов *Tanytarsus*, *Cryptochironomus*, *Chironomus*, *Cricotopus*, *Cryptotendipes* и др., причём последние встречаются и в литоральной зоне до 30 м глубины. Водные личинки развиваются в основном в придонном слое, хотя некоторые могут встречаться в различной плавающей растительности. Личинки многих хирономид строят домики. Питаются частичками детрита, отфильтровывая их из воды, могут минировать растения. Среди них есть хищники (Tanypodinae), виды родов *Smittia* и *Metriocnemus* — комменсалы подёнок и двустворчатых моллюсков, соответственно [Шилова, 1976; Панкратова, 1983; Макарченко, 1999]. Хирономиды, развивающиеся в наземных субстратах, составляют достаточно небольшую группу видов, относящихся к подсемейству Orthocladiinae и развивающихся в гумусовой почве, среди разлагающихся листьев, в древесном опаде, некоторые виды — в лошадином и коровьем навозе и плодовых телах агариковых и трутовых грибов.

Семейство Leptoconopidae представлено в Палеарктике одним родом *Leptoconops*. В России отме-

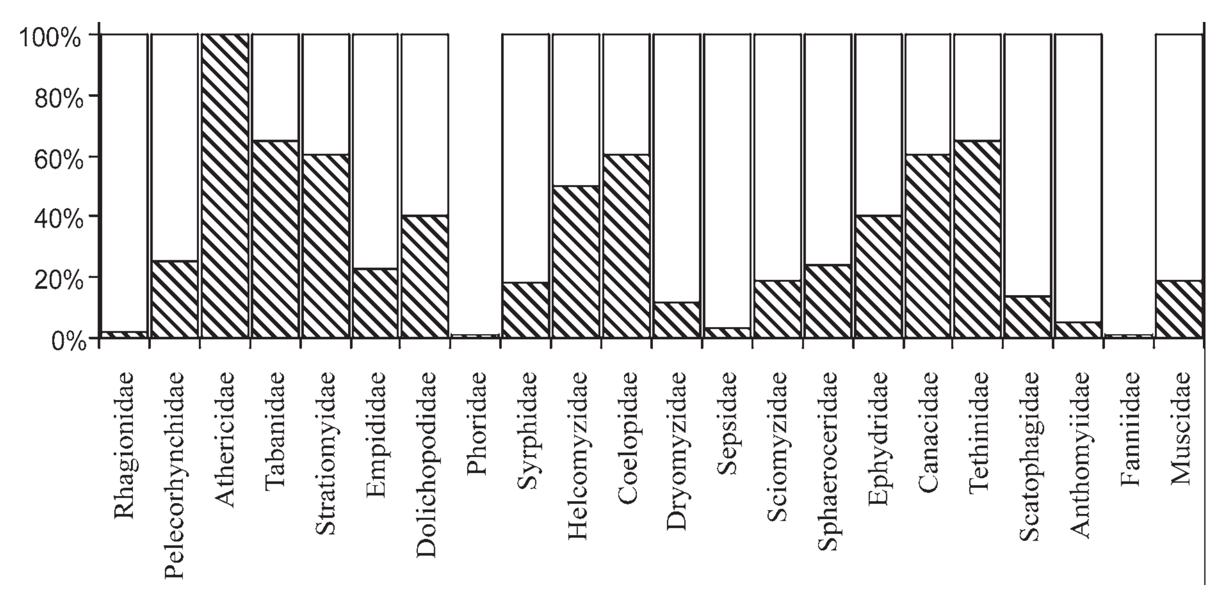


Рис. 3. Доля гидробионтных личинок в семействах двукрылых подотрядов Brachycera (Orthorrhapha: Rhagionidae – Dolichopodidae, Cyclorrphapha: Phoridae – Muscidae) (в %)

Fig. 3. The number of hydrobiont larvae in different families of Brachycera (Orthorrhapha: Rhagionidae – Dolichopodidae, Cyclorrphapha: Phoridae – Muscidae) (in %)

чено 6 видов этого рода. Личинки известных палеарктических видов развиваются в песчаных отмелях рек вдоль уреза воды [Кривошеина, 1962] и во влажных береговых почвах низменных и предгорных водоёмов [Джафаров, 1962]. Для североамериканских видов в качестве стаций обитания личинок указываются мокрый песок морских побережий и континентальных солёных озёр [Downs & Wirth, 1981].

Мокрецы (Ceratopogonidae) гораздо более многочисленны, к ним относят более 700 палеарктических видов, около 400 видов известны с территории России. Основная масса личинок — водные и полуводные, наземные составляют около 17%. Гидробионтные личинки в основном относятся к трём из четырёх подсемейств: Ceratopogoninae, Palpomyiinae и Dasyheleinae, включающему 1 род *Dasyhelea*. Они освоили все типы водоёмов — как временные, включая дупловые, так и постоянные, пресные, солёные и различные типы источников [Глухова, 1979]. По типу питания гидробионтные личинки являются сапромицетофагами, некоторые хищниками (*Bezzia, Probezzia*). В подсемействе Forcipomyiinae преобладают наземные формы. Водный образ жизни характерен только для личинок *Atrichopogon*. Остальные изученные виды (*Forcipomyia*) экологически связаны с наземными субстратами — разлагающейся древесиной, подстилкой и трутовыми грибами. Некоторые виды *Dasyhelea* и *Culicoides* также развиваются во влажной лесной подстилке и натёках сока. В целом обитатели наземных субстратов, кроме большинства видов *Forcipomyia*, приурочены к полужидким средам растительного и животного происхождения. Личинки наземных видов в основном являются сапрофагами [Downs & Wirth, 1981].

Бабочницы Psychodidae известны практически из любых пресных водоёмов, достигая наибольшего разнообразния в ручьях и родниках. Палеарктическая фауна оценивается примерно в 500 видов, из которых 200 видов из 40 родов распространены на территории России. Водные личинки известны в основном из подсемейств Horaiellinae, Sycoracinae и Psychodinae. Личинки *Sycorax* обитают на дне проточных водоёмов, личинки *Horaiella* типичны для прибрежной и гигропетрической зон родников. Более разнообразны экологические связи обширного подсемейства Psychodinae. На мокрых известняковых скалах обычны личинки рода *Telmatoscopus*, а в дуплах с водой часто развиваются личинки *Jungiella*. Во мху в текучей воде живут личинки *Bazarella, Saraiella*, а виды *Pericoma* обычны в прибрежной зоне водоёмов в скоплениях ила. Некоторые *Telmatoscopus* известны из засолёных водоёмов и из натёков сока. Личинки *Psychoda* развиваются в гниющих остатках растительного и животного происхождения, в том числе в грибах и гниющей древесине. Представители подсемейств Phlebotominae, Bruchomyiinae и Trichomyiinae — типичные наземные формы, первые из которых обитают в разнообразных рыхлых умеренно увлажнённых субстратах растительного и животного происхождения, представители двух последних связаны с разлагающейся древесиной. Личинки, как правило, являются сапрофагами [Wagner, 1997]. Несмотря на обитание многих видов на границе водной и воздушной сред, с водоёмами так или иначе связаны 67.5% всех психодид, а наземные формы составляют не более 12.5%.

Подотряд Brachycera–Orthorrhapha, или низшие короткоусые двукрылые, объединяет 22 палеаркти-

Таблица 2. Места обитания гидрофильных личинок Brachycera-Orthorrhapha
Table 2. Habitats of hydrophilous larvae of Brachycera-Orthorrhapha

Семейства	Места обитания															
	пограничные среды				пресноводные водоёмы							солоноводные водоёмы				источники
					стоячие: озёра, пруды, заводи ручьев и рек, старицы					проточные		морские		континентальные		
	переувлажнённая почва (пустоты заполнены водой)	сок, вытекающий из деревьев	гниющие фрукты, овощи, грибы, древесина	дупла деревьев	грунт литоральной зоны	грунт профундальной зоны	поверхностный слой воды	толща полупогружённых водорослей и частей растений	временные лужи, канавы и пр.	ключи, родники, реки, ручьи в зоне течения	гигропетрическая зона	постоянно влажные субстраты супралиторальной зоны	грунт литоральной зоны или в водорослях под водой	постоянные солоноватые и солёные озёра	временные лужи и зона фильтрации	минеральные, горячие, серные
Athericidae										+						
Dolichopodidae	+	+			+							+		+		
Empididae					+					+						
Pelecorhynchidae	+				+											
Rhagionidae	+		+		+					+						
Stratiomyidae			+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	МГС
Tabanidae	+				+				+	+		+	+	+		

Обозначения типов источников: М — минеральные, Г — горячие, С — серные.

ческие семейства, биология и личинки одного из которых (Hilarimorphidae) неизвестны. Личинки более половины семейств этого подотряда являются наземными хищниками и паразитами беспозвоночных (Vermilionidae, Coenomyiidae, Scenopinidae, Therevidae, Xylophagidae, Asilidae, Mydidae, Nemestrinidae и Bombyliidae), некоторые — некрофагами (Xylomyiidae). Личинки 7 семейств в своём развитии связаны с водной средой (Рис. 3; табл. 2)

Чисто гидробионтными являются только личинки семейства Athericidae, развивающиеся исключительно в воде и до настоящего времени считающиеся апнейстами. Из 21 палеарктического вида (5 родов) в России зарегистрировано 4 вида — представители родов *Atherix*, *Ibisia*, *Atrichops* и *Suragina*. Личинки атерицид — это свободноживущие хищники, они очень подвижны, передвигаются, подобно гусеницам бабочек. Живут на дне и под камнями, среди растительности и мха на линии потока, в толще древесных стволов, омывемых водой [Nagatomi, 1961; Кривошеина, Кривошеина, 1996].

Из 147 палеарктических видов Rhagionidae (в России известно около 40) к водным, по литературным данным, относят только 3 вида рода *Chrysopilus* [Нарчук, 1999; Majer, 1997]. Личинки обитают в быстрых реках, ручьях, источниках, где их можно найти на каменистых субстратах в зоне течения или в литоральной зоне среди растений и под подушками мхов. Следует отметить, что по меньшей мере 5 видов этого рода развиваются в толще древесины лиственных пород деревьев. Личинки *Ptiolina*, скорее всего, ведут амфибиотический образ жизни. Виды родов *Rhagio* и *Symphoromyia* — типичные педобионты.

Из мокрого песка по берегам водоёмов известны личинки Pelecorhynchidae — небольшого семейства, объединяющего 5 палеарктических видов из 2 родов. В России зарегистрирован 1 вид — *Glutops semicanus*, найденный во влажной почве в лесу [Кривошеина, 1971].

В большей степени связаны с водной средой мухи–львинки (Stratiomyidae). В Палеарктике распространено около 350 видов этого семейства [Rozkošný, 1982–1983], из них 203 вида или около 60% имеют водных личинок. В России зарегистрировано около 100 видов. Личинки в основном

являются сапрофагами, правда *Oxycera* и крупные *Stratiomys* поедают мелких Crustacea. С водной средой связаны представители подсемейств Clitellariinae и Stratiomyinae. Наиболее типичными обитателями водоёмов являются виды родов *Oxycera*, *Nemotelus* (Clitellariinae) *Odontomyia*, *Stratiomys* и *Oplodontha* (Stratiomyinae). Личинки рода *Odontomyia* встречаются и в заполненных водой дуплах. Некоторые, например личинки *Stratiomys longicornis*, освоили солоноводные водоёмы. В то же время, среди Clitellariinae имеются виды, связанные с наземными субстратами и развивающиеся в лесной почве, богатой растительными остатками, в гнёздах муравьёв, в гниющих корнях. В пустынных районах Средней Азии в разлагающихся подземных частях ферулы и доремы развиваются личинки *Adoxomyia*. Представители подсемейств Beridinae, Sarginae, Hermetiinae и Pachygasterinae связаны целиком с наземными субстратами, лишь некоторые Beridinae проявляют тенденцию к полуводному образу жизни. Личинки *Beris clavipes* и *B.vallata* живут во влажном мху.

Слепни (Tabanidae) — одно из самых богатых видами семейств в Палеарктике (541 вид), около 170 видов распространены в России. Из 113 видов, биология которых известна к настощему времени, 65% являются водными, а 35% — наземными почвенными. Из трёх подсемейств слепней с водной средой связаны Chrysopsinae и многие Tabaninae, некоторые из них освоили водоёмы с солёной водой [Олсуфьев, 1977; Андреева, 1990]; личинки Pangoniinae и части Tabaninae — почвенные. Все личинки слепней — хищники.

С водной средой связаны отдельные группы личинок ещё 2 семейств короткоусых прямошовных двукрылых. Это Dolichopodidae (более 600 видов в Палеарктике, из них 40% имеют водных личинок) и Empididae (почти 1000 видов в Палеарктике, 23% личинок — водные). Водный образ жизни привёл к видоизменению заднего конца тела. У личинок Dolichopodiodae хорошо развиты лопасти стигмального диска, которые могут закрываться, образуя воздушную камеру. Если для долихоподид типичным местообитанием является литоральная зона стоячих водоёмов, заводи рек, болота (*Argyra*, *Campsicnemus*, *Dolichopus*, *Hydrophorus*, *Rhaphium*, *Syntormon* и др.) [Негробов, Голубцов, 2003, 2004], то личинки эмпидид известны также из горных ручьёв, рек, родников, причём они встречаются как на каменистом ложе (*Chelifera*), так и на песчано-илистом дне (*Hemerodromia*, *Wiedemannia*, *Clinocera*). Некоторые виды долихоподид встречаются в морских водоёмах. В раковинах морских моллюсков развиваются личинки рода *Aphrosylus*, а на берегах морей зарегистрированы виды *Thinophilus* [Гричанов, 1999].

К подотряду Brachycera–Cyclorrhapha, или высшим круглошовным двукрылым, относят 81 палеарктическое семейство, 15 из которых связаны в своём развитии с водной средой, а подавляющее большинство — с наземными субстратами (Рис. 3; табл. 3). Личинки некоторых видов Phoridae, Aulacigastridae, Periscelididae, развиваясь в натёках древесного сока, могут иметь внешнее сходство с гидробионтными, но они никогда не встречаются в водоёмах.

Разнообразные экологические связи характерны для личинок журчалок, включающих около 1800 палеарктических видов из 120 родов, из которых в России известно около 800 видов. Гидробионтные личинки составляют 18.3% и относятся к трибам Brachyopini, Eristalini и Sericomyini подсемейства Eristalinae [Кузнецов & Кузнецова, 1999]. Виды рода *Mallota* живут в заполненных водой дуплах [Кривошеина, 2002]. Некоторые виды журчалок рода *Eristalinus* приспособились к обитанию в мелких солёных лужах на морском берегу. Среди наземных форм наиболее многочисленными являются хищники тлей, значительное место занимают виды, связанные с разлагающейся древесиной, среди которых преобладают сапроксилофаги и мицетофаги. Широко известны личинки-фитофаги из родов *Eumerus*, *Cheilosia* и *Merodon*. Некоторые виды развиваются в гнездах термитов, муравьёв, ос, шмелей, а также в разлагающихся растительных остатках (грибы, навоз) [Rotheray, 1993].

Мухи-береговушки (Ephydridae) (в Палеарктике 500 видов, 60 родов, в России около 200 видов, 40% личинок — гидробионты) освоили водоёмы практически всех типов: пресные, солёные, постоянные и временные, горячие, серные и минеральные источники, некоторые виды развиваются в лужах сырой нефти. Наибольшего видового разнообразия они достигают в пресных стоячих водоёмах — в литоральной зоне озёр, прудов, в старицах и заводях рек, мелких лужах. На мелководье стоячих пресных водоёмов в корневой зоне растений под тонким слоем ила встречаются личинки *Parydra aquila*. Они имеют хорошо развитые ползательные валики и втяжную дыхательную трубку [Кривошеина, 1987а, б]. Личинки родов *Setacera*, *Pelina*, *Discocerina*, *Nostima*, *Hyadina* и *Lytogaster* живут внутри плавающих скоплений водорослей, никогда не покидая эти местообитания. Всесветное распространение по литоральной зоне водоёмов самых разных типов имеют двукрылые — береговушки рода *Scatella*. Виды подродов *Notiphila* и *Agrolimna* рода *Notiphila* непосредственно связаны с растениями и имеют на конце тела 2 шипа, расположенные на вершине мягкого бульбовидного расширения. Личинки могут периодически открепляться и вновь закрепляться в тканях растений, не поднимаясь на поверхность Для горячих и серных источников типичны личинки родов *Paracoenia*, *Scatella*, *Ephydra*, *Setacera* и *Ochthera*. Виды родов *Ephydra* и *Halmopota* приурочены только к солёным водам [Krivosheina, 2003]. Среди наземных личинок эфидрид значительное место занимают фитофаги рода *Hydrellia*, личинки ряда видов *Allotrichoma* известны из экскрементов животных, личинки *Athyroglossa* — из трупов позвоночных, а

Таблица 3. Места обитания гидрофильных личинок Brachycera-Cyclorrhapha
Table 3. Habitats of hydrophilous larvae of Brachycera-Cyclorrhapha

Семейства	Места обитания															
	пограничные среды				пресноводные водоёмы							солоноводные водоёмы				источники
					стоячие: озёра, пруды, заводи ручьёв и рек, старицы					проточные		морские		континентальные		
	переувлажнённая почва (пустоты заполнены водой)	сок, вытекающий из деревьев	гниющие фрукты, овощи, грибы, древесина	дупла деревьев	грунт литоральной зоны	грунт профундальной зоны	поверхностный слой воды	толща полупогружённых водорослей и частей растений	временные лужи, канавы и пр.	ключи, родники, реки, ручьи в зоне течения	гигропетрическая зона	постоянно влажные субстраты супралиторальной зоны	грунт литоральной зоны или в водорослях под водой	постоянные солоноватые и солёные озера	временные лужи и зона фильтрации	минеральные, горячие, серные
Anthomyiidae			+									+	+			
Aulacigastridae		+														
Canacidae												+	+	+		
Coelopidae												+	+			
Drosophilidae		+	+						+							
Dryomyzidae												+	+			
Ephydridae	+		+		+			+	+			+	+	+	+	МГС
Fanniidae		+	+													
Helcomyzidae												+				
Muscidae	+	+	+	+	+					+						
Periscelididae		+														
Phoridae	+		+													
Scathophagidae	+		+		+				+			+	+			
Sciomyzidae	+				+				+							
Sepsidae	+							+								
Sphaeroceridae	+		+						+			+	+	+	+	
Syrphidae	+	+	+	+	+				+			+				ГС
Tanypezidae			+													
Tethinidae												+	+			Г

Обозначения типов источников: М — минеральные, Г — горячие, С — серные.

личинки некоторых видов *Trimerina* рассматриваются в качестве паразитов кладок членистоногих.

Достаточно хорошо очерчена группа высших двукрылых, личинки которых развиваются в бурых морских водорослях, как выброшенных на берег, так и находящихся в пределах литоральной зоны.

Такой образ жизни типичен для личинок семейств Coelopidae: 2 рода, 5 видов в Палеарктике, все они

известны для России (*Coelopa frigida*, *C. pilipes*, *C. steigneri*, *C. nebularum*, *Malacomyia sciomyzina*) [Gorogkov, 1984] и Helcomyzidae: 1 род *Helcomyza* и 2 вида (*H. ustulata*, *H. mediterranea*) в Палеарктике, оба вида распространены в России [Нарчук, 2003].

Развитие в морских водорослях установлено также для палеарктических видов семейства Tethinidae: 47 видов из 5 родов в Палеарктике, около 20 видов в России [Нарчук, 2003]. Биология мух-канацид (Canacidae) изучена слабо, но считается, что их личинки развиваются также на морских водорослях и на водорослях континентальных солёных озёр. В Палеарктике известны 22 вида из 5 родов, в России специально не изучались. В аналогичных условиях развиваются личинки *Heterocheila buccata* (Dryomyzidae). Семейство охватывает 16 палеарктических видов из 7 родов, в России — 10 видов. Личинки ещё одного вида дриомизид — *Oedoparena glauca* — являются паразитами усоногих раков на побережье Тихого океана, живут в морских желудях в зоне прилива. Остальные виды дриомизид развиваются в мёртвых наземных беспозвоночных, падали, навозе, разлагающихся грибах [Ferrar, 1987].

Экологически связаны с водными и наземными моллюсками личинки Sciomyzidae, многочисленные в прибрежной зоне прудов и озёр, лужах среди полуводной растительности. Семейство включает 167 видов, 27 родов в Палеарктике, в России около 100 видов, из них гидробионты составляют около 18,5%. Личинки являются преимущественно хищниками, возможно, некрофагами и паразитами водных и наземных моллюсков. Наиболее обычными являются виды родов *Sepedon*, *Tetanocera*, *Elgiva*, *Dictya* и *Pherbellia*. У водных сциомизид задние дыхальца окружены выростами. Личинки некоторых родов (*Ilione*) имеют ложную ножку, вооружённую крючьями, служащую для передвижения по субстрату [Rozkošný, 1998].

Представители семейств Scatophagidae, Anthomyiidae, Muscidae, Sphaeroceridae связаны в своём развитии преимущественно с различными разлагающимися веществами растительного и животного происхождения.

Из 130 палеарктических видов Scathophagidae (37 родов), из которых около 115 известно из России [Jong, 2000], примерно 13.5% связаны с водными субстратами. Личинки *Ceratinostoma ostiorum*, *Scathophaga calida*, *S. litorea* и *Spaziphora hydromyzina* известны из толщи морских водорослей, в том числе затопленных водой. Личинки водных форм являются сапрофагами или хищниками. В этом же семействе есть виды (*Acanthocnema glaucescens* и *A. nigrimana*), питающиеся кладками ручейников [Ferrar, 1987]. Среди личинок, обитающих в наземных субстратах, значительная часть относится к фитофагам или сопутствующим им видам. Некоторые виды развиваются в навозе и разлагающихся растительных остатках.

Мухи-цветочницы Anthomyiidae, представленные в Палеарктике 600 видами из более чем 40 родов (в России около 300 видов) также имеют личинок, развивающихся в разлагающихся морских водорослях (виды родов *Adia* и *Fucellia*), но эта группа составляет менее 5% от всех известных видов [Ferrar, 1987]. Образ жизни наземных форм разнообразен, они развиваются в различных веществах растительного и животного происхождения на разных стадиях их разложения. Некоторые виды известны как минёры стеблей и корней растений. Остальные развиваются в фекалиях, навозе, гнёздах птиц, на трупах насекомых и позвоночных. Личинки по типу питания сапро-, фито- и зоофаги, в том числе паразиты.

Среди муравьевидок Sepsidae, охватывающих 62 палеарктических вида из 12 родов, 57 из которых известно для России, личинок только двух видов можно связать с водными субстратами. В бурых и зелёных водорослях были найдены личинки-сапрофаги *Orygma luctuosum* и *Themira putris*. Личинки первого — имеют типично наземный облик, а у второго вида задний конец тела слегка вытянут и приподнят, личинка может дышать через задние дыхальца, находясь под водой. Личинки наземных видов развиваются в навозе и фекалиях животных и человека [Озеров, 2003].

Настоящие мухи или Muscidae являются одним из наиболее многочисленных семейств в Палеарктике [835 видов из 52 родов, в России около 400 видов]. С водоёмами можно связать личинок не более 19% видов, в основном относящихся к подсемейству Coenosiinae. Типичными обитателями горных рек и ручьёв являются личинки рода *Limnophora*. Личинки родов *Coenosia*, *Pseudocoenosia*, *Spilogona*, *Lispe*, *Caricea*, *Schoenomyza*, *Dexiopsis* (Coenosiinae) и *Graphomya* (Mydaeinae) хищничают в стоячих водоёмах [Ferrar, 1987]. Большинство видов подсемейств Muscinae, Phaoninae и Mydaeinae обитают в гниющих остатках растительного и животного происхождения, в гнёздах перепончатокрылых и птиц, в навозе, трупах животных. Личинки рода *Phaonia* известны из заполненных водой дупел.

На мелководье водоёмов, в мелких лужах, заболоченных лугах всегда многочисленны двукрылые семейства Sphaeroceridae (в Палеарктике 366 видов, 42 рода, в России более 150 видов), личинки которых развиваются в скоплениях органики. С водоёмами связано около 24% видов, в основном представителей родов *Leptocera*, *Spelobia*, *Thoracochaeta*. В супралиторальных морских водорослях встречаются личинки *Thoracochaeta zosterae* [Ferrar, 1987]. Личинки сфероцерид предпочитают влажные субстраты, они развиваются также в навозе, падали, разлагающихся грибах и других органических субстратах.

Заключение

Таким образом, водная среда сыграла значительную роль при становлении длинноусых

двукрылых (Nematocera), но не имела существенного значения для короткоусых двукрылых (Brachycera). В процессе эволюции более прогрессивных семейств отряда двукрылых связи их личинок с водной средой не терялись, но её роль в формировании отдельных групп в пределах отряда уменьшалась. Длинноусые двукрылые насчитывают 11 палеарктических семейств, связанных в развитии только с водной средой. У них наблюдается и большее разнообразие приспособлений к обитанию под водой. Так, у личинок семейств Simuliidae, Chironomidae, Ceratopogonidae, формируется закрытая трахейная система, обеспечивающая дыхание под водой, у личинок других семейств — Culicidae, Ptychopteridae, Limoniidae — открытая трахейная система метапнейстического типа и разнообразные приспособления для получения кислорода из воздушной среды, у личинок некоторых семейств — Chaoboridae — имеется гидростатический аппарат, способствующий вертикальному передвижению в толще воды и обеспечивающий личинок запасом воздуха в специальных расширениях трахейной системы.

Среди короткоусых двукрылых имеется лишь несколько семейств, личинки которых связаны с водной средой. Наибольшее значение эта среда имела в формировании семейства Athericidae, все известные личинки которого являются гидробионтными. У остальных семейств — Tabanidae, Stratiomyiidae, Rhagionidae, Dolichopodidae, Ephydridae, Syrphidae, Muscidae, Canacidae и др. — с рассматриваемой средой связаны лишь представители отдельных родов или видов.

Таким образом, связи длинноусых двукрылых с водной средой являются более длительными, так как они прослеживаются на уровне крупных таксонов: надсемейств, семейств и подсемейств. Для короткоусых двукрылых более характерны связи на уровне таксонов низшего ранга.

Анализ образа жизни двукрылых показал, что семейства типичных гидробионтов, все личинки которых развиваются только в водной среде, как правило, представлены небольшим количеством родов и видов и характеризуются невысокой численностью в биотопах (исключение составляют кровососы). Водная среда потеряла своё значение на высших этапах эволюции отряда двукрылых, но подавляющее большинство личинок остались гигрофильными и способны развиваться только во влажных субстратах. Наибольшего расцвета достигают семейства, характеризующиеся, помимо связей с водной средой, широким диапазоном экологических связей со многими наземными субстратами.

Связь двукрылых с водной средой носит вторичный характер и возникала на разных этапах эволюции. В результате многократно формировались сходные черты морфологического строения личинок. Наиболее заметные из них — возникновение длинных дыхательных трубок, на конце которых располагаются задние дыхальца (Ptychopteridae, Stratiomyidae, Syrphidae), и ложных ножек, вооружённых крючьями (Deuterophlebiidae, Athericidae, Ephydridae). При освоении суши двукрылыми у многих групп происходило освоение субстратов, идентичных прибрежным. В первую очередь, такие субстраты были найдены ими в различных микроводоёмах, в скоплениях воды и древесных соков в дуплах, под слоем растительных остатков, в натёках на стволах деревьев. В связи с этим, личинки многих семейств двукрылых, освоивших такие местообитания (Anisopodidae, Axymyidae, Syrphidae, Aulacigastridae, Periscelididae), сохранили или заново выработали морфологические приспособления, типичные для амфибионтного и водного образа жизни.

БЛАГОДАРНОСТИ. Работа выполнена при поддержке РФФИ (№ 03–04–48107).

Литература

Андреева Р.В. 1990. Определитель личинок слепней. Европейская часть СССР, Кавказ и Средняя Азия. Киев: Наукова Думка. 170 с.

Глухова В.М. 1979. Личинки мокрецов подсемейств Palpomyiinae и Ceratopogoninae фауны СССР. Л.: Наука. 232 с.

Гричанов И.Я. 1999. Dolichopodidae. Мухи-зеленушки // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т.4. Высшие насекомые. Двукрылые. С.-Петербург: ЗИН РАН. С. 323–327.

Джафаров Ш.М. 1962. Морфология преимагинальных фаз *Leptoconops bezzii muganicus* Dzaf. из кровососущих мокрецов (Diptera, Heleidae) // Зоол. журн. Т.61. Вып.2. С.241–246.

Кривошеина М.Г. 1987а. К биологии мухи-береговушки *Setacera aurata* Stenh. (Diptera, Ephydridae) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. Т.92. Вып.4. С.42–46.

Кривошеина М.Г. 1987б. К биологии мухи-береговушки *Parydra aquila* Fll. (Diptera, Ephydridae) // Энтомол. обозр. Т.66. Вып.3. С.540–543.

Кривошеина М.Г. 2002. К биологии сирфид рода *Mallota* (Diptera, Syrphidae) с описанием личинок 6 видов // Зоол. журн. Т.81. Вып.7. С.811–824.

Кривошеина Н.П. 1962. Преимагинальные стадии *Leptoconopos* (*Holoconops*) *borealis* Guts. и систематическое положение группы *Leptoconops* (Diptera, Nematocera) // Зоол. журн. Т.16. Вып.2. С. 247–251.

Кривошеина Н.П. 1971. Семейство Glutopidae, fam. n. и его положение в системе отряда (Diptera, Brachycera, Orthorrhapha) // Энтомол. обозр. Т.50. Вып.3. С.681–694.

Кривошеина М.Г., Кривошеина Н.П. 1996. Таксономическое положение вида *Atrichops apolinis* Lindner (Diptera, Athericidae) // Энтомол. обозр. Т.75. Вып.1. С.208–213.

Кузнецов С.Ю, Кузнецова Н.В. 1999. Syrphidae. Мухи-журчалки // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т.4. Высшие насекомые. Двукрылые. С.-Петербург: ЗИН РАН. С.327–342.

Ланцов В. И. 1999. Cylindrotomidae. Tipulidae. Limoniidae // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т.4. Высшие насекомые. Двукрылые. С.-Петербург: ЗИН РАН. С.34–69.

Макарченко Е.А. 1999. Deuterophlebiidae. Nymphomyiidae. Chironomidae // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т4. Высшие насекомые. Двукрылые. С.-Петербург: ЗИН РАН. С.79–83.

Мончадский А.С. 1936. Личинки комаров (сем. Culicidae) СССР и сопредельных стран. Определители по фауне СССР. Т.24. Л.: Изд-во АН СССР. 383 с.

Мончадский А.С. 1951. Личинки кровососущих комаров СССР и сопредельных стран. М.-Л.: АН СССР. 290 с.
Нарчук Э.П. 1999. Blephariceridae. Блефарицериды. Ptychopteridae. Птихоптериды. Stratiomyidae. Львинки. Rhagionidae. Бекасницы. Athericidae. Атерициды // Определитель пресноводных беспозвоночных России. и сопредельных территорий. Т.4. Высшие насекомые. Двукрылые. С.-Петербург: ЗИН РАН. С.70–78, С.84–87, С.298–308. С.316–319.
Нарчук Э.П. 2003. Определитель семейств двукрылых насекомых фауны России и сопредельных стран. Труды ЗИН. Т.294. С.-Петербург: ЗИН РАН. 250 с.
Нарчук Э.П., Туманов Д.В. (ред.). 1999. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т.4. Высшие насекомые. Двукрылые. С.-Петербург: ЗИН РАН. 998 с.
Негробов О.П., Голубцов Д.Н. 2003. К изучению преимагинальных стадий видов рода *Rhaphium* Meigen, 1903 (Diptera, Dolichopodidae) // Евразиат. энтомол. журн. Т.2. №.2. С.141–144.
Негробов О.П., Голубцов Д.Н. 2004. Морфология личинок рода *Argyra* (Dolichopodidae, Diptera) // Зоол. журн. Т.83. №.3. С.371–375.
Озеров А.Л. 2003. Мухи-муравьевидки (Diptera, Sepsidae) фауны России. М.: МГУ. 184 с.
Олсуфьев Н.Г. 1977. Слепни. Семейство Tabanidae. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Л.: Наука.
Панкратова В. Я. 1983. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР. Л.: Наука. 295 с.
Пржиборо А.А. 1999. Psychodidae. Dixidae. Chaoboridae // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т.4. Высшие насекомые. Двукрылые. С.-Петербург: ЗИН РАН. С.90–136.
Родендорф Б.Б. 1964. Историческое развитие двукрылых насекомых. М.: Наука. 311 с.
Рубцов И.А. 1956. Мошки (Simuliidae). Фауна СССР. Т.6. Вып.6. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 860 с.
Савченко Е.Н. 1961. Комары-долгоножки (сем. Tipulidae). Подсем. Tipulinae: род *Tipula*. Фауна СССР. №.79. Насекомые двукрылые. Т.II. Вып.3. М.-Л.: Наука. 487 с.
Савченко Е.Н. 1964. Комары-долгоножки (сем. Tipulidae). Подсем. Tipulinae: род *Tipula*. Ч.2. Фауна СССР. №.89. Насекомые двукрылые. Т.II. Вып.4. М.-Л.: Наука. 503 с.
Савченко Е.Н. 1985. Комары-лимонииды (подсемейство лимониины). Фауна Украины. Т.14. Длинноусые двукрылые. Вып.4. Киев: Наукова Думка. 380 с.
Савченко Е.Н. 1986. Комары-лимонииды (общая характристика, подсемейства педициины и гексатомины). Фауна Украины. Т.14. Длинноусые двукрылые. Вып.2. Киев: Наукова Думка. 378 с.
Шилова А.И. 1976. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л.: Наука. 248 с.
Янковский А.В. 2002. Определитель мошек (Diptera, Simuliidae) России и сопредельных территорий (бывшего СССР). С.-Петербург: ЗИН РАН. 569 с.
Alexander C.P. 1981. Tanyderidae // McAlpine J. F. et al. (eds.). Manual of Nearctic Diptera. Ottawa: Res. Branch. Agr. Canada. Monograph №.27. Vol.1. P.149–153.
Courtney G.W. 2000. Family Blephariceridae // Papp L. & Darvas B. (eds.). Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera. Appendix. Budapest: Science Herald. P.7–30.
Courtney G.W. & Jedlicka L. 1997. Fam. Nymphomyiidae // Papp L. & Darvas B. (eds.). Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera. Vol.2. Nematocera and lower Brachycera. Budapest: Science Herald. P.21–28.
Downs J.A. & Wirth W.W. 1981. Ceratopogonidae // McAlpine J.F. et al. (eds.). Manual of Nearctic Diptera. Ottawa: Res. Branch, Agr. Canada. Monograph No.27. 1981. Vol.1. P.393–423.
Ferrar P. 1987. A Guide to the Breeding Habits and Immature Stages of Diptera Cyclorrhapha. Entomonograph. Vol.8. Leiden — Copenhagen: E.J.Brill. Scandinavian Science Press. 907 p.
Jedlicka L. & Courtney G.W. 1997. Fam. Deuterophlebiidae // Papp L. & Darvas B. (eds.). Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera. Vol.2. Nematocera and lower Brachycera. Budapest: Science Herald. P.13–20.
Jong H. de. 2000. Family Scatophagidae // Papp L. & Darvas B. (eds.). Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera. Appendix. Budapest: Science Herald. P.431–446.
Krivosheina M.G. 2003. To the biology of flies of the genus *Ephydra* Fll., 1810, with the descriptions of larvae of seven Palaearctic species (Diptera, Ephydridae) // Russ. Entomol. J. Vol.12. No.1. P.79–86.
Majer J.M. 1997. Family Rhagionidae // Papp L. & Darvas B. (eds.). Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera. Vol.2. Nematocera and lower Brachycera. Budapest: Science Herald. P.433–438.
Nagatomi A. 1961. Studies in the aquatic snipe flies of Japan (Diptera, Rhagionidae). Description of the larvae // Mushi. Vol.35. Pt.III. P.1–27.
Rotheray G.E. 1993. Colour Guide to Hoverfly larvae (Diptera, Syrphidae) in Britain and Europe // Dipterists Digest. No.9. 155 p.
Rozkošný R. 1982–1983. A Biosystematic study of the European Stratiomyidae (Diptera). Pt.1–2. The Hague-Boston-London: Dr. W.Junk Publishers. 402 p.
Rozkošný R. 1997. Family Ptychopteridae. Family Stratiomyidae // Papp L. & Darvas B. (eds.). Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera. Vol.2. Nematocera and lower Brachycera. Budapest: Science Herald. P.291–298, 387–412.
Rozkošný R. 1998 Family Sciomyzidae // Papp L. & Darvas B. (eds.) Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera. Vol.3. Higher Brachycera. Budapest: Science Herald. P.357–376.
Saether O.A. 1997. Family Chaoboridae. Family Corethrellidae // Papp L. & Darvas B. (eds.). Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera. Vol.2. Nematocera and lower Brachycera. Budapest: Science Herald. P.305–324.
Stone A. & Peterson B.V. 1981. Thaumaleidae // McAlpine et al. (eds.). Manual of Nearctic Diptera. Vol.1. Ottawa: Res. Branch, Agr. Canada. Monograph No.27. P.351–354.
Wagner R. 1997. Family Psychodidae. Family Dixidae // Papp L. & Darvas B. (eds.). Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera. Vol.2. Nematocera and lower Brachycera. Budapest: Science Herald. P.205–226, 299–304.